Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess Prof. der Botanik und **Dr. E. Selenka** Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Jährlich 24 Nummern von je 2 Bogen. Preis des Jahrgangs 16 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

I. Jahrg. **15. August 1881.** **Nr. 9.**

Inhalt: **Kraus**, Ueber Wasserverteilung in der Pflanze. — **Stahl**, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. — **Preiss**, Beobachtungen an der Membrana Descemetii. — **Haeckel**, Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita. — **Janke**, Die Vorausbestimmung des Geschlechts beim Rinde. — **Exner**, Die Frage von der Funktionsweise der Facettenaugen. — **Biedermann**, Ueber mechanische, thermische und chemische Nervenreizung. — **Stieda**, **Wölfler**, Untersuchungen über die Entwicklung der Blutgefässdrüsen.

G. Kraus, Ueber Wasserverteilung in der Pflanze.

I. u. II. Heft. Halle, M. Niemeyer 1879—1880.

Eine der wesentlichsten Lebensbedingungen auch für die Pflanze ist das Wasser. Nicht nur dient es als Lösungsmittel der Nährstoffe, welche aus dem Boden genommen werden, sowie zur Fortleitung dieser Substanzen im Pflanzenkörper; es durchtränkt auch alle Gewebe und deren Teile, und die Wachstumserscheinungen sind von demselben abhängig. Wenn die Pflanze im Allgemeinen so wasserreich ist, dass das Wasser den bedeutendern Gewichtsteil jedes Pflanzenteils ausmacht, so ist doch der Wassergehalt wegen der verschiedenen Imbibitionsfähigkeit der Teile sehr verschieden. Ferner wechselt in einem und demselben Organ auch zu verschiedenen Zeiten der Gehalt an Wasser, da Strömungen nach und von ersterm stattfinden.

Die beiden Hefte der Kraus'schen Arbeit bieten ein reiches Beobachtungsmaterial in Zahlen. Ohne die Durchsicht der Tabellen ist natürlich kein vollständiger Ueberblick über die Ergebnisse zu gewinnen, doch soll versucht werden das Wichtigste ohne dieselben mitzuteilen.

Der Wassergehalt der Pflanzen und Pflanzenteile wurde einfach durch Verlust beim Trocknen bestimmt.

1. Kapitel. Verteilung des Wassers im wachsenden Spross und Internodium.

Wachstum findet nur in Pflanzenteilen statt, welche mit Wasser imbibirt sind. Dies Gesetz wurde von Sachs in folgende Worte gefasst: Wachstum wird überall erst durch die Imbibition und den Turgor vorbereitet und die dadurch hervorgerufenen Spannungen der Molecularkräfte sind es, welche die Einschiebung neuer fester Partikel ermöglichen.

Für den wachsenden Spross bestätigt Kraus dies durch Zahlen, aus denen sich folgende Sätze ergeben:

1) In einem wachsenden Spross oder Internodium steigt der procentische Wassergehalt von den jüngsten Internodien in den älter werdenden continuirlich bis zu einem Maximum um dann allmählich wieder zu sinken.

2) Die Steigerung des procentischen Wassergehalts findet so lange statt, als die Teile wachsen; erst mit dem Aufhören des Längenwachstums nimmt der relative Wassergehalt ab.

3) Jedes Internodium nimmt von Anfang seines Wachstums bis zum Ende desselben an Wasser procentisch zu, ist mit Beendigung des Längenwachstums am wasserreichsten und nimmt nachher erst an Trockensubstanz zu.

Ergänzt werden diese Untersuchungen durch Nachforschung, ob die verschiedenen Gewebeformen, Rinde, Holz, Mark, sich beim oben geschilderten Verhalten des Internodiums gleich verhalten. Es ergab sich:

4) Der Gang des Wassergehalts, wie er im Vorhergehenden für das ganze Internodium gefunden wurde, gilt auch für die einzelnen Gewebe, Rinde und Mark.

2. Kapitel. Das Wasser bei geotropischen und heliotropischen Krümmungen.

Ueber die Wasserverteilung bei geotropisch gekrümmten Organen existiren widersprechende Angaben. Da die Erscheinungen des Geotropismus und Heliotropismus noch immer rätselhafte sind, so ist die Erforschung aller dabei zu berücksichtigenden Verhältnisse von größtem Interesse, wenn auch die Erklärung dadurch noch nicht herbeigeführt wird. Kraus findet in Bezug auf die Wasserverteilung folgendes:

In negativ geotropisch gekrümmten Organen ist an der Krümmungsstelle der Wassergehalt auf der Unterseite (convexen Seite) größer als auf der Oberseite (concaven). In den negativ gekrümmten Teilen ist die unterseitige Rinde wasserreicher als die oberseitige; die untere Markhälfte wasserreicher als die obere. In nicht mehr krümmungsfähigen Organen findet gleichwol eine ungleiche Wasserverteilung zu Gunsten der Unterseite statt.

Für die positiv geotropischen Organe gelten die Sätze:

In ganzen ungekrümmten Wurzeln ist nach einigen Stunden der Wassergehalt der Unterseite größer, als der der Oberseite. In der krümmungsfähigen Stelle einer jungen, eben gekrümmten Wurzel ist der Wassergehalt der Ober- (convexen) seite größer, als der der Unterseite (concaven). In der krümmungsfähigen Stelle einer Wurzel findet vor Eintritt der Krümmung eine ungleiche Verteilung des Wassers zu Gunsten der Oberseite statt.

Bei heliotropisch gekrümmten Organen enthält die Schattenseite mehr Wasser, als die Lichtseite. Diese ungleiche Verteilung zu Gunsten der Schattenseite findet schon vor Eintritt der Krümmung statt. Sie spricht sich auch in den einzelnen Geweben aus.

3. Kapitel. Ueber das Verhalten des Wassers bei der Rindenspannung.

Die nun folgenden Versuche sollen erforschen, ob eine Beziehung des Wassergehalts der Baumrinden zu den täglichen Spannungsänderungen statthat. Zunächst wurde gefunden, dass mit der Veränderung der Rindenspannung während des Tags eine Veränderung des Wassergehalts der Rinde gleichlaufend einhergeht; der höhern Spannung entspricht ein höherer Wassergehalt der Rinde. Die Annahme, dass durch das eintretende Wasser eine radiale Schwellung, ein Dickerwerden der Rinde und damit eine Verdickung des Stammes einträte, wurde durch genaue Dickenmessungen bestätigt. Die Bäume zeigen während des Tags einen wechselnden Stammdurchmesser; der Durchmesser der Stämme sinkt vom frühen Morgen bis Nachmittag, um gegen Abend wieder zu steigen. Die Dimensionsänderungen finden in allen Jahreszeiten statt; bei Laub- und Nadelbäumen, bei ersteren im belaubten und unbelaubten Zustand. Es ist also erstlich nachgewiesen, dass die Baumrinden während ihrer täglichen Spannungsperiode einen damit coincidirenden veränderlichen Wassergehalt und mit Erhöhung der Spannung und des Wassergehalts einen variablen Dickendurchmesser zeigen. Bedingt sind diese Erscheinungen nun durch die Wasserzufuhr zum Holz. Dies wurde durch Versuche nachgewiesen, in denen abgeschnittene Aeste unten auf einige Centimeter entrindet und mit dem entrindeten Ende, nachdem Astgewicht und Spannung constatirt war, bei möglichst constanter Zimmertemperatur in Wasser gestellt wurden. Es zeigte sich, dass die Aeste durch das Holz Wasser aufgenommen und ihre Rindenspannung vermehrt hatten.

Die Temperatur hat einen ändernden Einfluss auf Spannung und Wassergehalt der Rinde. Baumäste nehmen in höherer Temperatur an Spannung, Dickendurchmesser und Wassergehalt der Rinde zu. Diese Veränderungen finden statt, ohne dass der Holzdurchmesser sich wesentlich ändert, und ohne dass das Gesammtwasser der Aeste ver-

mehrt wird, woraus von selbst folgt, dass das in die Rinde getretene Wasser aus dem Holz stammt. Temperaturerhöhung treibt Wasser aus dem Holz in die Rinde.

Der Zellsaft und seine Inhalte.

Der Saft verschiedener Pflanzen wurde durch Zerschneiden, Zerreiben und gelindes Auspressen der Pflanzenteile erlangt. Vom filtrirten Saft wurde dann das specifische Gewicht bestimmt. Was die Inhaltsstoffe betrifft, so wurde in erster Linie der Zucker quantitativ bestimmt. Weiter wurde annähernd der Eiweißgehalt und der Säuregehalt festzustellen gesucht. Das spec. Gew. der Säfte aus Stengeln ist relativ niedrig. Es schwankt zwischen 1,03 und 1,0059. Sehr inhaltsarm sind also die Stengelsäfte im Vergleich zu dem Saft reifer Früchte, welche ein spec. Gew. von 1,080 (Beeren von *Lonicera tatarica*) und 1,050 (Johannisbeeren) zeigten. Zuckerrübensaft zeigt ein spec. Gew. von 1,0572 bis 1,0744. Die im ersten Heft mitgeteilten Angaben haben gelehrt, dass der Wassergehalt von den jüngsten zu den ältern Internodien sich steigert um nach Beendigung des Längenwachstums zu sinken.

Es zeigt sich nun, dass der Zellsaft von den jüngern nach den ältern Internodien an Concentration abnimmt, um gewöhnlich später wieder etwas zu wachsen. Das Wachstum der Zelle geht mit einer fortschreitenden Verdünnung des Zellsafts, mit einer fortwährend überwiegenden Aufnahme von Wasser Hand in Hand. Wie verhalten sich nun dabei die einzelnen Stoffe, welche im Zellsaft gelöst sind?

Das gelöste Eiweiß nimmt mit dem Wachstum und Alter des Internodiums relativ ab. Ebenfalls nehmen die freien Säuren ab. Die Acidität des Safts ist in den jüngsten sichtbaren Internodien am größten, sie nimmt ab, solange die Internodien wachsen. Die absolute Menge freier Säuren vergrößert sich beim Wachsen, es müssen also im wachsenden Spross fortwährend Säuren gebildet werden.

Der relative Zuckergehalt nimmt im wachsenden Stengel eine Zeitlang zu, erreicht ein Maximum und sinkt dann wieder. Da der Zellsaft beim Steigen des Zuckergehalts an Concentration zunimmt, so folgt, dass auch eine absolute Zunahme im wachsenden Internodium stattfindet, dass im wachsenden Internodium eine Zeitlang mit steigender Geschwindigkeit Zucker gebildet wird. Was die Beziehung des relativen Zuckermaximums im Spross zum Wachstumsmaximum betrifft, so geht aus den Versuchen hervor, dass ersteres ansehnlich unter dem letztern liegt, also das Sinken des Wachstums nicht vom Sinken des Zuckergehalts abhängen kann.

Von besonderm Interesse sind auch in diesem zweiten Heft die Untersuchungen über die Veränderungen des Saftgewichts bei einseitigen Wachstumsvorgängen im Spross. Die Resultate sind folgende:

1) In geotropisch gekrümmten Stengeln ist der Zellsaft auf der

untern (convexen) Seite specifisch leichter, minder concentrirt, als auf der obern (concaven). Er ist auf der Unterseite procentisch ärmer an Zucker und freier Säure. Die Zucker- und Säureabnahme auf der Unterseite ist nicht blos relativ, sondern eine absolute. Es wird auf der Unterseite beim Krümmungsvorgang Zucker und freie Säure verbraucht.

2) Die geringere Concentration des Zellsafts auf der Unterseite ist schon in ungekrümmten horizontal liegenden Sprossen nachweislich.

3) Es werden nicht nur gelöste Stoffe auf der Unterseite verbraucht, sondern es findet auch eine Wanderung von Wasser aus der Ober- in die Unterseite statt.

4) Während der Zeit, wo eine Wasserwanderung stattfindet, ist auch eine absolute Vermehrung des Zuckergehalts der Unterseite nachweislich. In derselben Zeit der Zuckervermehrung ist häufig, aber nicht immer eine absolute Verminderung des Säuregehalts der Unterseite zu erweisen gewesen.

5) Horizontal gelegte Stengel oder Stengelstücke werden in kurzer Zeit zuckerreicher, als gleichgebildete senkrecht stehende; beim Niederlegen der Stengel hebt sofort Zuckerbildung an. Bei der Einleitung der geotropischen Krümmungen verschwindet zugleich freie Säure aus dem Zellsaft.

6) In krümmungsunfähigen Stengeln findet gleichfalls eine Wasserwanderung zur Unterseite und eine Verminderung der absoluten Zuckermenge unterseits statt.

7) Bei heliotropischen Krümmungen sind die Verhältnisse ganz ähnlich.

Auch hier wird schon vor der Krümmung eine ungleiche Wasser- und Zuckerverteilung eingeleitet, ist ferner nach der Krümmung vorhanden und bleibt auch bei krümmungsunfähigen Stücken nicht aus.

Verf. unterwarf schließlich die Erschütterungskrümmungen in Bezug auf die dabei auftretenden Stoffänderungen der Untersuchung.

Schüttelt man einen frischen wachsenden Spross einer Kraut- oder Holzpflanze in der bekannten Art, so dass er sich bogenförmig mit überhängendem Gipfel krümmt, dann ist sofort die Concentration des Zellsafts auf der concaven und convexen Seite nicht mehr gleich; der Saft auf der convexen Seite ist concentrirter geworden, als auf der concaven. Die Concentration ist durch einen wesentlich höhern Zuckergehalt bedingt. Es lässt sich nun nachweisen, dass der Zucker eine Neubildung im Moment der Erschütterung der Pflanze ist. Blattstiele sowie Blattflächen zeigen das gleiche Verhalten, selbst in verholzten und verkorkten Zweigen scheint das gleiche aufzutreten. Letztere Versuche zeigen, dass die Zuckerbildung nicht notwendig an die Krümmung gebunden ist; auch ohne dass eine merkliche bleibende Beugung hervortritt, wird durch die Bewegung Zucker erzeugt. Mit der Zuckerbildung ist häufig ein Verschwinden freier Säure aus dem Zellsaft nachzuweisen. **A. Hansen** (Erlangen).

E. Stahl, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms.

Bot. Zeitung 1880 Nr. 51, S. 868—874.

Verf. stellte sich gelegentlich seiner Untersuchungen über Gestalt- und Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner unter dem Einflusse verschieden intensiven Lichts die Frage nach den nähern Beziehungen zwischen diesen physiologisch hochinteressanten Erscheinungen und der Blattstruktur selbst. Die ausführliche Antwort einer spätern Publikation vorbehaltend, teilt er vorläufig einige Hauptresultate seiner diesbezüglichen Untersuchungen mit.

Das grüne Parenchym der flachen Laubblätter der Dicotylen und vieler Monocotylen zeigt zweierlei charakteristische Zellformen. Der größte Längsdurchmesser der einen steht senkrecht zur Blattfläche — Pallisadenparenchym — bei den andern liegt der größte Durchmesser in der Richtung der Blattfläche selbst — Schwammparenchym. Zwischen beiderlei Zellen besteht aber noch ein weiterer Unterschied. Anknüpfend an ältere Beobachtungen hat Stahl in einer gründlichen Untersuchung „Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche“ (Bot. Zeitg. 1880 Nr. 18—24) unter Anderm gezeigt, dass die Anordnung der Chlorophyllkörner in den Zellen des Schwammparenchyms von der Intensität der Beleuchtung abhängt. Bei intensiver Beleuchtung liegen die Chlorophyllkörner denjenigen Zellwänden an, welche zur Blattfläche senkrecht verlaufen und kehren hierbei, als halbinselförmige Körper, dem einfallenden Lichte ihre Kante zu, befinden sich in der Profilstellung. Bei schwacher Beleuchtung dagegen rücken die Chlorophyllkörner aus der beschriebenen Lage an diejenigen Wände hinüber, welche der Blattfläche parallel verlaufen, kehren dann ihre Fläche gegen das einfallende Licht, zeigen die Flächenstellung. In den Pallisadenzellen finden bei wechselnder Beleuchtungsintensität derartige Wanderungen der Chlorophyllkörner nicht statt; die letztern verbleiben hier stets an den zur Blattfläche senkrecht gerichteten Wänden, also in der Profilstellung. Sie sind jedoch im Stande, ihre Gestalt zu verändern, indem sie sich bei intensiver Beleuchtung abflachen, bei schwächerer in den Innenraum der Zelle vorwölben.

Pallisadenzellen und flache Parenchymzellen reagiren also auf wechselnde Lichtintensitäten in verschiedenem Grade. Jede solche Reaktion wird mit einem Kraftaufwand, den die betreffende Zelle zu leisten hat, verbunden sein. Die Anordnung der beiderlei Zellformen in den Laubblättern zeigt nun das offenbare Bestreben der Pflanze, diesen Kraftaufwand möglichst zu verringern. In horizontal ausgebreiteten Blättern finden wir das Pallisadenparenchym in der obern, das Schwammparenchym in der

untern Hälfte des Blattquerschnitts. Bei vertikal gestellten Blättern ist das Pallisadenparenchym beiderseits gleichmäßig entwickelt und Blätter, welche eine Zwischenstellung einnehmen, zeigen auch bezüglich der Verteilung der beiderlei Zellformen ein intermediäres Verhalten. Immer bestehen diejenigen Teile des Blattparenchyms, welche dem direkten Lichteinfall ausgesetzt sind, aus Pallisadenzellen, also aus Zellen, deren Chlorophyllkörner sich stets in der, hohen Lichtintensitäten entsprechenden Profilstellung befinden, und welche überdies auf wechselnde Lichtintensitäten in weit geringerm Grade reagiren, als das empfindlichere, aber tiefer liegende vom Pallisadenparenchym beschattete Schwammparenchym. Letzteres kann seiner Anordnung nach nur solches Licht empfangen, welches die Pallisadenzellen bereits passirt hat, daher durch Absorption in seiner Intensität mehr oder weniger geschwächt ist. Stahl gelangt daher zu folgendem Schlusse: die Pallisadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform.

Eine Reihe vergleichender Untersuchungen ergab die Richtigkeit dieses Satzes, der jedoch nicht ein „unumstößliches Gesetz", sondern nur eine „Ausnahmen zulassende Regel" ausspricht. Die Blätter von Schattenpflanzen (*Oxalis acetosella*, *Mercurialis perennis*, *Dentaria bulbifera*) bestehen fast nur aus Schwammparenchym, während letzteres in den Blättern von Gewächsen, die sonnigen Standorten eigentümlich sind (*Galium verum*, Distelarten) neben dem hier vorwiegend entwickelten Pallisadenparenchym oft nahezu verschwindet. Neben einer Reihe von Pflanzen, welche strenge an einen schattigen oder an einen sonnigen Standort gebunden sind, gibt es nun andere, die sowol im direkten Sonnenlichte, als auch im Schatten gedeihen. Stahl führt dies Verhalten zurück auf die verschiedene Akkommodationsfähigkeit der Blätter. Die Blätter unserer meisten Waldbäume vermögen sich verschiedenen Lichtintensitäten in besonders vollkommenem Grade anzupassen. Im Schatten erwachsene Buchenblätter führten fast nur Schwammparenchym, im direkten Sonnenlicht entwickelte dagegen beinahe ausschließlich Pallisadenzellen. Gleiches gilt von vielen andern Bäumen und Sträuchern. Man kann also von einer „Lichtorganisation" und einer „Schattenorganisation" der Blätter sprechen. Die erstere ist durch das Vorherrschen des Pallisadenparenchyms, die letztere durch das Ueberwiegen der flachen Schwammzellen charakterisirt. In den Lichtblättern ist die Hauptmasse der Zellwände senkrecht zur Blattfläche orientirt, in den Schattenblättern halten die zur Blattfläche parallel orientirten Zellwandstrecken den senkrechten nahezu das Gleichgewicht. Diese Strukturverschiedenheiten treten jedoch erst im ausgebildeten Blatte hervor. Sie sind das Resultat der während der Blattentfaltung wirksamen Beleuchtungsverhältnisse.

Diese Stahl'schen Untersuchungen zeigen unter Anderm in besonders schöner Weise, wie der anatomische Bau eines Pflanzenorgans durch äußere Faktoren bestimmt werden kann, und wenn uns auch die Ursachen dieser wunderbaren Erscheinung zunächst verborgen bleiben, so stehen wir hier doch vor einer physiologisch so hochwichtigen Tatsache, dass wir des Verfassers in Aussicht stehenden detaillirtern Mitteilungen über diesen Gegenstand das lebhafteste Interesse entgegenbringen müssen.

K. Wilhelm (Wien).

Otto Preiss, Beobachtungen an der Membrana Descemetii.

Ein Beitrag zur Kenntniss der Endothelzellen und ihrer Zwischenräume. Virchow's Archiv. B. LXXXIV, S. 334, Taf. 7. 8.

Die Ergebnisse der vielen neuern Arbeiten[1]), welche die Grenzen der Epithel- und Endothelzellen gegeneinander, bezw. den Zusammenhang dieser Zellen mit einander behandeln, drängen immer mehr zu der Annahme, dass sehr allgemein zwischen diesen Zellen keine durchgehende Grenzberührung stattfindet, ebensowenig eine feste, homogene Kittsubstanz zwischen ihnen vorliegt, sondern dass zwischen ihnen Intercellularlücken sich befinden von allerdings sehr verschiedener Weite, durchsetzt von vielförmigen Intercellularbrücken, auf welche Verhältnisse die sogenannten Stacheln und Riffe in geschichteten Epithelien sich zurückführen lassen.

Preiss hat diese Intercellularlücken am Endothel der Membrana Descemetii bei Säugetieren studirt (frühere Angaben über entsprechende Bilder am gleichen Objekt: Knies, Brugsch, Klebs, Waldeyer), besonders mittels successiver Einspritzung von Liq. ferr. sesquichlor. und Ferrocyankalium in die vordere Kammer des ganz frischen Auges. Es stellen sich dabei, meist unter Blaufärbung der Endothelzellen, an deren Grenzen Reihen hellbleibender Lücken dar, von Zellbrücken durchsetzt; sehr ähnlich, wie man es am lebenden Hautepithel von Amphibienlarven sehen kann. Die Lücken werden vom Verf. als Stomata von Saftwegen aufgefasst, welche den Zusammenhang des vordern Kammerraums mit den weitern Saftbahnen in der Hornhautbindesubstanz vermitteln.

Die Lücken fallen bald weiter bald enger aus. Bei Auftropfen von Kochsalzlösungen auf das ganz frisch beobachtete Endothel — wie es von Thoma am Epithel der Froschzunge unter ähnlichen Erfolgen angewendet ist — macht Preiss es annehmbar, dass die Ver-

1) Vergl. die von Preiss cit. Lit., sowie die Arbeit von W. Pfitzner: Die Epidermis der Amphibien, Morphol. Jahrb., 1880 B. 6., p. 469, welche dem Verf. wol noch nicht zugänglich war.

schiedenheiten in Form und Größe der Lücken vertikalen Contraktionszuständen der Endothelzellenplasmas entsprechen, durch welche die betreffenden Eingänge demnach erweitert resp. verengert werden könnten. Er sah beim Auftropfen von 0,75 p. c. Kochsalz sofort ein scharfes Bild intercellulärer Lücken auftauchen (während vorher Zellgrenzen nicht zu sehen sind), sah dies Bild, welches dem der Eisensalzbehandlung ganz ähnelt, nach wenigen Sekunden schwinden, nach erneutem Auftropfen wieder auftreten, und konnte das Gleiche bis sechsmal wiederholen.

Nach Bildern, welche die Endothelzellen bei der obigen Eisenchloridbehandlung in sich oder an abgehobenen Fetzen gewähren, denkt Preiss auch an intracelluläre Saftwege; er beschreibt Objekte, an denen bei hellgebliebenem Zellkörper die Kernmembran blaugefärbt, und durch ebenso gefärbte Netze im Zellplasma mit den Rändern der intercellulären Lücken in Verbindung erschien. (Die Kernmembran selbst dürfte jedoch nach unsern jetzigen Kenntnissen wol nicht als etwas „Füllbares“ — Orig. S. 348 — bezeichnet werden können). — Für die Figuren, welche die Eisensalzbehandlung in der Substanz der Membr. Descemetii selbst zu Wege bringt, findet der Verf., unter Bezugnahme auf die Arbeiten Rajewsky's und Ciaccio's, die Deutung nahegelegt, dass die hier hellbleibenden Lücken als Saftkanäle anzusehen seien. Er geht übrigens bei Schilderung und Deutung der letztbesprochenen Verhältnisse, für die wir auf das Original und die Abbildungen verweisen müssen, bis auf Weiteres mit aller Reserve zu Werke, und bei den vielen und seltsamen Varianten, welche die Eisenpräparate ähnlich den Silberpräparaten, darbieten, ist solche Vorsicht und Hinzuziehung anderer Reagentien gewiss der richtige Weg.

W. Flemming (Kiel).

E. Haeckel, Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und zur Teratologie der Medusen. Jena, Gust. Fischer 1881.

Es ist einer der bedeutungsvollsten Züge der modernen biologischen Forschung, dass sie stets über die einzelne Beobachtungstatsache hinaus zu allgemeinern Anschauungen zu gelangen strebt und der Beobachtung der Naturerscheinungen, mögen sie noch so merkwürdig und ungewöhnlich erscheinen, für sich allein noch keinen hohen Wert beizulegen geneigt ist, sondern die eigentliche Aufgabe in der Verknüpfung der einzelnen Glieder zu einer zusammenhängenden Kette erblickt. Als im Jahre 1839 v. Siebold in seinen „Beiträgen zur Naturgeschichte der wirbellosen Tiere“ die Beobachtung veröffentlichte, dass aus dem befruchteten Ei der Ohrenqualle, *Medusa (Aure-*

lia) aurita, ein flimmernder „infusorienförmiger“ Embryo hervorgehe, der sich nach kurzer Zeit des freien Lebens festsetze und, indem an seinem einen Pole erst 4, dann 8 Tentakeln hervorsprossen, zu einem Polypen werde, musste diese Entdeckung als sehr merkwürdig erscheinen, so seltsam, dass man es begreiflich findet, wenn M. Sars seine selbstständigen Beobachtungen über den Gegenstand sich erst zu veröffentlichen getraute, nachdem v. Siebold mit den seinigen hervorgetreten war. Aber Sars blieb nicht auf diesem Punkte stehen: er wies nach, dass der aus dem Medusen-Ei hervorgehende achtarmige Polyp durch Vermehrung seiner Tentakeln zu einem *Scyphostoma*, einem vielarmigen Polypen wird, der sich, wie Sars schon 1835 gezeigt hatte, durch quere Einschnürungen in einen tannenzapfenförmigen Organismus, *Strobila*, verwandelt. Die *Strobila* ist aus einer Reihe von napfförmigen, in einander stehenden Gliedern zusammengesetzt, und von diesen löste sich nach Sars' Beobachtungen eines nach dem andern ab, um in der Gestalt einer kleinen mit 8 schmalen Lappen versehenen Qualle umherzuschwimmen, welche der von Eschscholtz beschriebenen *Ephyra* sehr ähnlich war. In einer 1841 erschienenen Abhandlung teilte aber Sars mit, dass diese *Ephyra*-artige Qualle nichts anderes sei als ein Jugendzustand, der sich allmählich in die *Medusa aurita* verwandle, und war somit wieder am Ausgangspunkte der Beobachtungsreihe, bei der Eier producirenden Ohrenqualle angelangt. Verdanken wir somit Sars die Aufklärung über den Zusammenhang der complicirten Entwicklungsreihe, so gebührt Steenstrup das kaum geringere Verdienst, dargetan zu haben, dass solche Erscheinungen in ähnlicher Weise in der Entwicklung anderer Tiere sich wiederfinden, und daraus den Begriff des Generationswechsels abgeleitet zu haben.

An die Beobachtungen von Sars, die sich auf *Aurelia aurita* und *Cyanea capillata* erstreckten, reihten sich in den folgenden Jahren diejenigen verschiedener anderer Forscher über andere Arten obiger Gattungen, sowie über *Chrysaora* und *Cotylorhiza* an, durch welche überall ein in allen wesentlichen Punkten dem der *Aurelia aurita* gleichender Generationswechsel als Entwicklungsform der Quallen nachgewiesen wurde, so dass der Schluss gewiss gerechtfertigt erscheinen konnte, dass alle Medusen hierin übereinstimmen dürften. Da überraschte 1855 A. Krohn die Zoologen durch die Mitteilung, dass eine der *Chrysaora* ganz nahe verwandte Qualle, die *Pelagia noctiluca* Eier erzeuge, welche sich nicht in ein *Scyphostoma*, sondern direkt in eine *Ephyra*-förmige Qualle verwandelten. Der Entwicklung mit Generationswechsel oder der „Metagenesis“ (van Beneden) stand plötzlich völlig unvermittelt eine „direkte Entwicklung“ oder „Hypogenesis“ (Haeckel) gegenüber. Krohn's Beobachtungen wurden durch L. Agassiz (1862) und Kowalevsky (1873) durchaus bestätigt. Schienen vorher die Sars'schen Beobachtungen durch die

Theorie des Generationswechsels dem Verständniss vollkommen geöffnet, so sah man sich jetzt durch Krohn's merkwürdige Entdeckung vor ein neues Rätsel gestellt. Es ist Haeckel's Verdienst, in einer Schrift, deren Titel oben angeführt ist, auch diese scheinbar unversöhnliche Differenz zwischen der direkten und der indirekten Entwicklung ausgeglichen und damit zugleich das Verständniss sowol jeder der beiden Entwicklungsweisen als auch des Zusammenhangs derselben wesentlich gefördert zu haben. Haeckel hat sein Augenmerk besonders auf Abweichungen vom normalen Entwicklungsgange der *Aurelia* gerichtet und diese in sehr scharfsinniger Weise mit einander zu verknüpfen gewusst. Dieselben zerfallen in zwei Kategorien, von denen die erste diejenigen Fälle umfasst, welche ein Licht auf das Verhältniss der Meduse zum polypoiden *Scyphostoma* werfen, während die zweite diejenigen umfasst, welche die Metagenesis mit der Hypogenesis verbinden.

Während gewöhnlich über dem Tentakelkranz des *Scyphostoma* — dieses mit der Mundöffnung abwärts gerichtet gedacht — eine Anzahl von Segmenten entstehen, deren Ränder sämmtlich die charakteristische Lappenbildung der *Ephyra* oder *Ephyrula* — wie Haeckel das *Ephyra*-ähnliche Entwicklungsstadium bezeichnet — zeigen, treten in mannichfaltigster Anordnung innerhalb der *Strobila*-Kette Glieder auf, deren Ränder nicht mit medusoiden Lappen, sondern mit polypoiden Tentakeln ausgestattet sind. Bald wechseln tentakeltragende Scheiben mit lappentragenden ab, bald folgen mehrere tentakeltragende auf einander, entweder am Anfang oder am Ende der Reihe. In solchen Fällen kommt auf einen zweiteiligen Arm der *Ephyrula* eine Gruppe von drei Tentakeln, von denen die seitlichen den sekundären Läppchen der *Ephyrula* entsprechen, während der mittlere an der Stelle des Sinneskolben steht und häufig wie dieser auch mit Pigment ausgestattet ist. Am interessantesten und beweiskräftigsten ist aber ein von Haeckel beobachteter Fall, in welchem in einer Scheibe 4 medusoide Lappen und 4 Gruppen von je drei polypoiden Tentakeln vorhanden waren (*„Ephyrula sphinx"*). Es geht aus diesen Beobachtungen unzweifelhaft hervor, dass die medusenförmige *Ephyrula* und der *Scyphostoma*-Polyp einander vollkommen homolog sind, dass wir in denselben nur zwei Variationen einer und derselben Grundform vor uns haben, die beide verschiedenen Lebensweisen, der schwimmenden und der festsitzenden angepasst sind. (Haeckel gibt am Schlusse seiner Abhandlung eine tabellarische Uebersicht der Homologien der beiden Generationen von *Aurelia*). Sind aber *Scyphostoma* und *Ephyrula* morphologisch ganz gleichwertig, so ist damit eigentlich der Gegensatz zwischen der Metagenesis von *Aurelia* und der Hypogenesis von *Pelagia* schon aufgehoben oder doch wenigstens gemildert und dem Verständniss näher gebracht. Allein Haeckel führt uns noch eine Reihe anderer Beobachtungen vor, welche den Gegensatz noch

geringfügiger erscheinen und schließlich ganz verschwinden lassen. Haeckel hat nämlich häufig, wie vor ihm Schneider, eine Reduktion der *Strobila*-Glieder auf zwei angetroffen. In solchen Fällen war entweder ein oberer Lappen- und ein unterer Tentakelkranz vorhanden oder umgekehrt ein oberer Tentakel- und ein unterer Lappenkranz. Dann aber sah er auch das zweite Glied verkümmern und entweder nur noch durch eine Einschnürung bezeichnet werden oder gar ganz verschwinden, so dass die *Strobila* reducirt war auf eine mit einem kurzen Stiele festsitzende *Ephyrula*. Bleibt jetzt endlich noch die Anheftung aus, so geht aus dem schwimmenden Embryo direkt die *Ephyrula* hervor, und damit ist die Brücke zwischen Metagenesis und Hypogenesis geschlagen: auch diesen Fall hat Haeckel bei *Aurelia aurita* beobachtet. In solchen Fällen bleibt die Invagination der Gastrula unvollständig, zwischen den beiden Blättern sondert sich schon früh die starke Gallertschicht des Quallenkörpers ab, und aus einer ringförmigen Verdickung des Randes des kegelförmig gewordenen Embryos sprossen 8 konische Wärzchen kervor, die zu den *Ephyrula*-Lappen auswachsen. Es sind genau die gleichen Vorgänge, welche durch Krohn und Agassiz bei der „direkten Entwicklung" von *Pelagia noctiluca* und *P. cyanella* beobachtet sind und welche Haeckel auch bei *P. perla* verfolgt hat.

Weniger überzeugend und in der Tat auch wol weniger eines bündigen Beweises fähig sind Haeckels Folgerungen hinsichtlich des genetischen Verhältnisses zwischen Metagenesis und Hypogenesis. Es scheint ihm unzweifelhaft, dass die Stammform der Acalephen einfache Polypen gewesen seien, aus denen die Medusen durch Anpassung an die freischwimmende Lebensweise sich abgeleitet haben, und demgemäß betrachtet er die direkte Entstehung von Medusen aus einander ohne Einschaltung von polypoiden Formen als eine sekundäre Anpassungserscheinung, als „Cenogenesis." Auf wie schwachen Füßen solche Argumentationen stehen, geht am besten daraus hervor, dass der Generationswechsel der Bandwürmer, welcher dem der Quallen so ähnlich ist, dass man den gegliederten Bandwurmkörper sogar als *Strobila* bezeichnet, nach Haeckel gerade die entgegengesetzte phylogenetische Bedeutung haben soll, indem Haeckel den Blasenwurmzustand als einen cenogenetischen, entsprechend der ursprünglichen Auffassung Siebold's durch eine Verirrung von eingliedrigen (Mono-) Cestoden herbeigeführten betrachtet.

[Ich kann nicht unterlassen, bei dieser Gelegenheit zu bemerken, dass ich mir die landläufige Auffassung der Bandwurmentwicklung als eines Generationswechsels nicht zu eigen machen kann. Ich vermag in der sogenannten Bandwurmkette nicht eine am Scolex geknospete Kolonie zu erblicken, sondern dieselbe ist meines Erachtens nichts als ein äußerlich gegliederter oder auch ungegliederter *(Ligula)* Körper mit meist zahlreichen, hinter einander folgenden Generationsorganen. Diese

sind die einzigen Organe, welche in der Mehrzahl im Körper des Bandwurms auftreten; aber selbst hier sind es häufig nur Teile des Geschlechtsapparats, indem sich z. B. bei *Bothriocephalus* die Dotterstöcke ohne Unterbrechung durch den ganzen Bandwurmkörper erstrecken (Sommer und Landois). Ferner fallen bei *Taenia mediocanellata* und *T. solium* nach Sommer die Gebiete der Hodenballen, welche durch ein System von Ausführungsgängen dem Ductus ejaculatorius eines Gliedes zugeführt werden, nicht mit der Ausdehnung der Segmente zusammen. Das Verhalten des Nervensystems mit einem centralen Ganglion im Scolex spricht ebenso wenig für die gewöhnliche Auffassung, wie das des Excretionsapparats mit seinem terminalen Porus, der nach Pintner nur in der ursprünglich hintersten Proglottis vorhanden ist, während er bei den wirklich durch Knospung sich vermehrenden Turbellarien *(z. B. Sthenostomum)* gleich dem Nervensystem in jedem Gliede neu gebildet wird. Wie ich mich aber mit der Auffassung des Bandwurmkörpers als einer durch Knospung entstandenen Tierkette nicht einverstanden erklären kann, so scheint mir auch die Ansicht keineswegs durch die Beobachtungstatsachen gerechtfertigt oder gar gefordert, dass der *Scolex* durch Knospung aus dem Blasenwurm entstehe. Es dünkt mir viel natürlicher, den sechshakigen Embryo als ein *Morula* - artiges, den „Blasenwurm "ohne Kopf aber als ein Keimblasen- oder *Blastosphaera* - artiges Entwicklungsstadium anzusehen. An dieser *Blastosphaera* entstehen durch Wucherung — deren genauere Vorgänge noch nicht genau verfolgt sind — bei den Cysticerken ein, bei den Coenuren viele Körper; diese bilden sich aber in keinem andern Sinne als Knospen am Blasenwurm als der Körper eines Säugetiers als Knospe an der Keimblase. Ist doch durch Formen wie *Cysticercus fasciolaris* die Grenze zwischen Blasenwurm und Bandwurm völlig verwischt. Es kann also bei den monozoischen Cysticerken und den daraus hervorgehenden Bandwürmern nicht einmal von einer Metamorphose die Rede sein, sondern nur von einem Ruhestadium im Blasenwurm oder einem spätern Zustande. Bei den *Coenuren* würden wir den Fall der Entstehung mehrerer Keimscheiben an einer Keimblase vor uns haben, und nur bei den *Echinococcen* kann von einer Vermehrung durch Knospung die Rede sein. Analoge Fälle von Teilung der Gastrula sind ja auch sonst nicht unbekannt und auch Haeckel hat in seiner oben besprochenen Arbeit solche beschrieben und abgebildet].

J. W. Spengel (Bremen).

Dr. Heinrich Janke, Die Vorausbestimmung des Geschlechts beim Rinde.

Berlin, Otto Janke. 1881. 100 S.

Diese Schrift (in kurzer Frist bereits in zweiter Auflage erschienen) behandelt die von D. D. Fiquet zu Houston in Texas geübte Methode: durch „splendide“ oder durch „dürftige“ Fütterung die Zeugungspotenz von Stieren und Kühen zu erhöhen oder zu schwächen und dadurch das Geschlecht des zu zeugenden Kalbes im Voraus zu bestimmen. Fiquet lässt stets die erste Brunst seiner Kühe ohne Befriedigung des Geschlechtstriebs vorübergehen. Alsdann beginnt er für die folgende Brunst (die in der Regel drei Wochen nach der frühern, nicht befriedigten Brunst eintritt) die Kuh und den mit ihr zu paarenden Stier vorzubereiten. Wenn Fiquet von einer Kuh ein Kuhkalb haben will, so lässt er die Kuh dürftig, den für sie bestimmten Stier aber sehr reichlich füttern und hält letztern außerdem in strengster geschlechtlicher Enthaltung. „Als natürliche Folge dieses Systems habe ich, mit nur seltenen Ausnahmen, zur geeigneten Zeit der wiederholten Brunst einen äußerst springlustigen Stier und eine nur mäßig zur Begattung angeregte Kuh regelmäßig erzielt. Unter so bewandten Umständen werden nunmehr die beiden Tiere zum Sprunge zugelassen, und das Ergebniss von solcher Paarung ist dann ausnahmslos das gewesen, dass ein Kuhkalb zur Welt kam.“

Will Fiquet von einer Kuh ein Stierkalb haben, so wird die Kuh zwischen zwei oder auch drei Brunstperioden reichlich, der für sie bestimmte Stier dürftig ernährt und der letztere außerdem möglichst oft zur Paarung mit andern Kühen benutzt. Durch dieses Verfahren hat Fiquet in dreißig Fällen (bis zum Erscheinen der Schrift von H. Janke) ausnahmslos das von ihm im Voraus bestimmte Geschlecht auch wirklich erreicht.

Das Wertvollste in vorliegender Schrift sind die in deutscher Uebersetzung mitgeteilten Berichte Fiquet's, die einen durchaus nüchternen und überzeugenden Eindruck machen. Sein ganzes Auftreten zeigt nichts von Reklame und Humbug, und wenn man seine ausführlich beschriebene Methode mit landwirtschaftlichem oder tierzüchterischem Verständniss prüft, so kommt man zu der Ueberzeugung, dass man es mit wahrheitsgemäßen Angaben zu tun hat.

Die Methode bestätigt also die Theorie der sog. gekreuzten Vererbung. Aber die Ausführung dieser Methode ist nicht so einfach, wie sie auf den ersten Blick zu sein scheint. Die Hauptsache dabei ist die Steigerung oder Verminderung der Zeugungs- oder Geschlechtspotenz; erkennbar ist aber nur die gesteigerte oder verminderte Paarungslust. Es fragt sich also, ob Paarungslust und Geschlechtspotenz in Steigerung und Verminderung stets zusammenfallen. Wenn dies nicht der Fall ist — und zahlreiche Beispiele aus dem Geschlechts-

leben des Menschen und der Haustiere sprechen gegen jene Annahme — dann kann man aus der Paarungslust nicht allemal einen Schluss ziehen auf die Geschlechtspotenz, und die Methode von Fiquet, welche zunächst auf die Steigerung oder Verminderung der Paarungslust gerichtet ist, würde auf Unfehlbarkeit keinen Anspruch erheben können. Es ist ferner die Voraussetzung Fiquet's, durch reichliche Fütterung werde die Geschlechtspotenz gesteigert, durch dürftige aber geschwächt — auch nicht ausnahmslos richtig. Die Futtermittel, welche Fiquet zum Zwecke der Steigerung der Geschlechtspotenz anwendet, sind vorwiegend eiweißreiche. Nun wirken aber eiweißreiche Futtermittel ganz verschieden, je nach dem größern oder geringern Anteile der stickstofffreien Nährstoffe in der Futterration und je nach dem Ernährungszustande des Tiers. Die Vorschrift Fiquet's, die Kuh, welche ein Stierkalb bringen soll, „auf das Reichlichste mit Getreide, Mais, Hafer, Mehl und besonders mit nahrhaftem Heu" zu füttern, und den für sie zum Decken bestimmten Stier während „drei Wochen ausschließlich nur mit grünem und kühlendem Futter" zu ernähren; oder dem zur Zeugung eines Kuhkalbes bestimmten Stier „drei Wochen hindurch eine splendide Fütterung mit verschiedenen stickstoffreichen Getreidekörnern und mit Kleeheu zu gewähren" — diese Vorschrift wird doch gewiss einen ganz verschiedenartigen Erfolg haben (selbst vorausgesetzt, dass das Futter in den verschiedenen Fällen der „geschlechtlichen Vorbereitung" von gleicher Zusammensetzung wäre), je nachdem das Tier fleischreich und fettarm, oder fettreich und fleischarm ist. Die von Fiquet geübte „splendide" Fütterung wird erfahrungsgemäß bei fettreichen Pflanzenfressern eine Steigerung der Fettbildung und des Fettansatzes und damit eine Verminderung der Geschlechtspotenz zur Folge haben.

In der Tat scheint denn auch die Methode der reichlichen oder der kärglichen Fütterung — in alleiniger Anwendung — Herrn Fiquet nicht zum Ziele geführt zu haben; denn Janke schreibt darüber folgendes (S. 63): „Trotz Allem und Allem wird es mitunter doch vorkommen, dass in dem entscheidenden Momente es schwer, wenn nicht geradezu unmöglich ist, die zutreffende Entscheidung zu finden, welches von zwei in einem bestimmten Falle zur Paarung bestimmten Tieren das geschlechtlich stärkere und passionirtere ist. In solchen Fällen lässt sich aber nichts anderes tun, als dass man einfach auch noch das zweite Rindern vorübergehen lässt, und unbeirrt mit der Vorbereitung der beiden Tiere zu dem demnächstigen Sprunge fortfährt, also die bisherige Fütterungsweise fortsetzt und geduldig die abermalige Wiederkehr der Brunst der Kuh abwartet." Und weiter berichtet Fiquet, er habe es häufig schon erleben müssen, dass einzelne Kühe sechs, sieben, ja acht Monate lang gingen, ohne nur die allergeringsten Anzeichen von geschlechtlicher Passion zu äußern.

Um die Waldeyer'sche Behauptung zu erproben: dass das be-

fruchtete Ovulum eine bestimmte Zeit nach stattgehabter Befruchtung in gewissem Sinne hermaphroditisch oder doch geschlechtslos sein soll, fütterte Fiquet zwei Kühe „von genau der gleichen physischen Körperbeschaffenheit," die eine „in der reichsten und splendidsten Weise," während er zu gleicher Zeit der andern „nur die dürftigste Nahrung" zukommen ließ. Das Ergebniss dieses Versuchs war, dass beide Kühe ein Kuhkalb brachten. Eine Wiederholung dieses Fütterungsversuchs mit zwei andern Kühen hatte zur Folge, dass jede dieser Kühe ein Stierkalb zur Welt brachte. Aus diesen Versuchen schließt Fiquet, dass das Geschlecht des Kalbes nicht während seiner Entwicklung im Mutterleibe bestimmt wird, während er doch nur hätte schließen dürfen, dass die Art der Fütterung einer trächtigen Kuh keinen Einfluss auf die Geschlechtsbildung ihrer Frucht ausübt. Und weiter schließt Fiquet aus zahlreichen Erfahrungen, dass, wenn die Geschlechtsbildung nicht während der Entwicklung im Mutterleibe stattfindet, sie bei der Paarung, bezw. bei der Befruchtung stattfinden muss; dass hierbei die stärkere Geschlechtspotenz des einen oder des andern der zu paarenden Tiere im entgegengesetzten Sinne seines Geschlechts (durch gekreuzte Geschlechtsvererbung) das Geschlecht der Frucht bestimme. Die stärkere Geschlechtspotenz aber hält Fiquet für identisch mit stärkerer Paarungslust und die Paarungslust endlich soll durch „splendide" Fütterung gesteigert, durch „dürftige" Fütterung gemindert werden.

Nachdem Referent seine theoretischen Bedenken gegen die Fiquet'sche „Geschlechtsvorbereitungs-Methode" geäußert hat, hält er es, in Anerkennung ihrer praktischen Bedeutung, für dringend geboten, sie durch streng wissenschaftliche Versuche zu prüfen und eventuell ihre naturgesetzliche Begründung festzustellen. Fiquet's Methode scheint so einfach zu sein, dass man sich wundert, dass sie Physiologen und Tierzüchtern bisher verborgen bleiben konnte. Bis jetzt aber ist diese Methode — trotzdem sie seit länger als zwei Jahren in Texas und seit etwa einem Jahre in Europa bekannt wurde — doch nur von Fiquet selbst mit Erfolg ausgeübt worden. Die Folgezeit wird lehren, ob jene Methode sich auch in andrer Hand und vor dem Forum der Wissenschaft bewährt

M. Wilckens (Wien).

Die Frage von der Funktionsweise der Facettenaugen.

Es ist allgemein bekannt, dass sich das Organ des Gesichtssinns im Tierreiche nach zwei Richtungen hin morphologisch entwickelt hat: in der einen Richtung zum Wirbeltierauge, in der andern zum Facettenauge. In neuester Zeit ist es Grenacher's anatomischen Studien gelungen den gemeinschaftlichen Ausgangspunkt dieser bei-

den Entwicklungsformen aufzufinden und von ihm aus die Gestaltung dieses Sinnesorgans zu verfolgen[1]). Dass der optische Theil des Wirbeltierauges ein Bild der Gegenstände der Außenwelt auf der Netzhaut entwirft, ist längst bekannt, und kann an jedem albinotischen Kaninchenauge gezeigt werden; dass dieses Bild eine physiologische Bedeutung hat, lässt sich mit Bestimmtheit behaupten, denn eben die Strahlen und nur diejenigen, welche einen Punkt des Netzhautbildes erzeugen, sind es auch, welche zur Wahrnehmung des entsprechenden Punktes des Gegenstandes führen. Dieses Bild ist umgekehrt.

Verwickelter liegen die Dinge beim Facettenauge. Es hat zuerst Johannes Müller[2]) die Behauptung aufgestellt, dass auch dieses Auge ein Netzhautbild hat, und zwar ein aufrechtes. Die Art, wie es zu Stande kommt, kann in folgender Weise klar gelegt werden. Denken wir uns aus dem Insektenauge die exquisit durchsichtigen Gebilde, wie Cornea und Krystallkegel entfernt, so kann es in schematischer Auffassung als ein Abschnitt einer ziemlich dicken Kugelschale betrachtet werden, der aus pigmentirter Masse besteht und von hart nebeneinander liegenden, gegen das Centrum der Kugel verlaufenden, Bohrungen durchsetzt ist. Denkt man sich weiter die innere Fläche der Kugelschale von einer Haut überzogen, so leuchtet ein, dass auf derselben ein Bild der äußern Objekte entstehen muss. Da nämlich durch jede der Bohrungen nur Strahlen auf jene Haut gelangen, welche in, oder nahezu in der Axe der Bohrung verlaufen, so kann das Hautstückchen, welches eine Bohrung innen überdeckt, nur Licht aus einer ganz beschränkten Richtung erhalten. Diese Richtung ist für jede Bohrung eine andere. Construirt man sich für die einzelnen Punkte eines Gegenstandes die Strahlen, welche in der Axe der Bohrung verlaufen, so erkennt man, dass sie auf jener vorausgesetzten Haut ein aufrechtes Bild desselben entwerfen müssen. In Wirklichkeit nun ist keine Haut im gewöhnlichen Sinne des Worts über die innern Oeffnungen der Bohrungen gespannt, sondern es sind die nervösen Elemente, die in ihrer Gemeinschaft allerdings die Netzhaut darstellen, in die innern Anteile der Bohrungen hineingesenkt.

Man ersieht schon hieraus, dass die Facettenaugen beider Seiten eines Tiers fast den ganzen äußern Raum beherrschen müssen, denn das einzelne Auge beherrscht vermöge seiner Krümmung mehr als die Hälfte aller möglichen Richtungen, und die beiden Augen ergänzen sich vermöge ihrer Stellung gegenseitig. Ein Teil der jeweilig im Gesichtsfeld befindlichen Gegenstände wird gleichzeitig von beiden Augen gesehen. Ferner erkennt man aus dem gegebenen Schema, dass die Schärfe des Netzhautbildes im Vergleiche zu der

1) Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
2) Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns. Leipzig 1826.

des Wirbeltierauges manches zu wünschen übrig lassen wird, dass dieselbe mit der Anzahl der Facetten die auf die Halbkugel kommen, erhöht, die Beleuchtungsstärke eines Netzhautelements aber mit zunehmender Zahl vermindert wird.

Was nun Hornhautfacetten und Krystallkegel anlangt, so sollten diese nach Johannes Müller am Wesen des Auges nichts ändern, vielmehr nur dazu dienen, die Helligkeit des ganzen Bildes zu erhöhen.

So standen die Dinge bis zum Jahre 1852. Da bemerkte Gottsche[1]) dass man an einem Fliegenauge, das mittels einer Staarnadel von Pigment gereinigt war, eine grosse Zahl von Bildchen äußerer Gegenstände unter dem Mikroskope wahrnehmen kann, die eine bedeutende Schärfe zeigten[2]). Jedes derselben lag ober einer Facette des Auges (das Licht fiel von unten gegen die Convexität der Cornea). Diese Bildchen waren verkehrt. Er meinte nun die Analogie mit dem Wirbeltierauge gefunden zu haben: jede Facette erzeuge ein Netzhautbild wie das Wirbeltierauge, nur habe der Mensch zwei, die Fliege viele hundert Augen. Eine Bemerkung Johannes Müller's, welche dieser der Abhandlung Gottsche's beifügte, scheint so aufgefasst worden zu sein, als stimmte er nun der Anschauung Gottsche's bei. In den darauffolgenden Jahren verließ eine grosse Reihe von Autoren darunter Leydig[3]) und Max Schultze[4]) die Theorie vom „musivischen Sehen" Joh. Müller's, und betrachtete im Sinne Gottsche's jede Facette des zusammengesetzten Auges als ein selbstständiges vollkommenes Auge, das seine Netzhaut und sein Netzhautbildchen hat. Ruete[5]) hat sogar den Refraktionszustand des Fliegenauges bestimmt.

Da war es im Jahre 1871 zuerst Boll[6]), der hauptsächlich auf anatomische Tatsachen gestützt, aufforderte zur alten Müller'schen Anschauung zurückzukehren.. Er hatte bemerkt, dass man unter günstigen Umständen auch durch die Stäbchen der Retina des Triton Bildchen äußerer Objekte erhalten kann und war dadurch auf die physiologische Bedeutungslosigkeit solcher Bildchen aufmerksam geworden. In der Tat zeigt ja jeder Fetttropfen unter dem Mikroskop verhältnissmäßig scharfe Bilder.

Grenacher, der in den Göttinger Nachrichten eine vorläufige Mitteilung seiner Untersuchungsresultate publizirte,[7]) sträubte sich

1) Müller's Archiv. 1852.

2) Diese Bildchen waren übrigens schon Leeuwenhoek bekannt.

3) Das Auge der Gliedertiere. 1864.

4) Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.

5) Festschrift der med. Fakultät zu Leipzig. 1861.

6) Du Bois-Reymond und Reichert's Archiv. 1871.

7) 1874.

auch gegen die allgemein gewordene Anschauung von der Bedeutung der Facettenaugen im Gottsche'schen Sinne und sprach sich für die Müller'sche Theorie aus.

Auch ich habe ein Jahr nach Veröffentlichung dieser vorläufigen Mitteilung und leider ohne von ihr Kenntniss zu haben, die gangbare Theorie einer kritischen Untersuchung von mehr physikalischem Charakter unterzogen[1]), indem ich an einem speziellen Beispiele, dem Auge des *Hydrophilus piceus*, die optischen Eigenschaften studirte. Es hat sich herausgestellt, dass es in hohem Grade fraglich ist, ob das Bildchen, das als Netzhautbild aufgefasst wurde, als solches überhaupt optisch verwendbar wäre, ferner dass dieses Bildchen, und speziell auch das der Fliege, an der Gottsche studirte, im Leben gar nicht existirt. Es kommt nämlich nur zu Stande, wenn man die Krystallkegel entfernt, und dieses hat Gottsche getan. Im Leben, wenn hinter der Hornhautfacette der Krystallkegel liegt, kann es sich nicht bilden.

Hingegen habe ich gezeigt, dass Hornhautfacette und Krystallkegel in der ausgezeichnetsten Weise dafür sorgen, dass verhältnissmäßig viele Strahlen die von jenem Punkte des Gegenstands der in der Axe einer Facette liegt ausgehen, am Grund des Krystallkegels vereinigt werden. Die Hornhautfacette fungirt dabei als Linse, der Krystallkegel durch totale Reflexion als katoptischer Apparat. Es werden nämlich in letzterem die Strahlen, welche nahezu parallel der Axe desselben eindringen, gleichsam gefangen, und werden durch Reflexionen bis an die Spitze geleitet. Andere Strahlen, welche unter größerm Winkel zur Axe einfallen, können durch ein solches kegelförmiges Gebilde nach mehrmaligen Reflexionen zum Teil wieder aus demselben zurückgeworfen werden, ohne an die Spitze des Kegels gelangt zu sein, teilweise werden sie die Wand des Kegels passiren und im umliegenden Pigment absorbirt, da bei jeder Reflexion der Winkel, unter dem sie auf die Kegelfläche auffallen, ein größerer wird.

Die Richtigkeit dieser Anschauung zu prüfen scheiterte anfangs an der Unmöglichkeit, Krystallkegel und Hornhautfacette eines Auges in normaler Stellung und unter den dem Leben entsprechenden Umständen aber ohne Pigment unter das Mikroskop zu bringen. Trotzdem ließ sich diese Probe wenigstens an einem Tiere ausführen und bestätigte vollständig jene Anschauung. Beim Leuchtkäferchen *(Lampyris splendidula)* nämlich sind die Krystallkegel mit den Hornhautfacetten verwachsen. Wenn man hier das Auge herauspräparirt, es mit einem Pinsel vollkommen von Pigment reinigt, dann mit der convexen Hornhautfläche auf einen durchbohrten Objektträger aus Glimmer so legt, dass die Hornhaut die Bohrung überdeckt, und dann in die Höh-

1) Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Wiener akad. Sitzungsber. 1875.

lung des Auges ein Tröpfchen Käferblut, auf dieses ein dünnes und kleines Glimmerblättchen legt —, so hat man die in der Natur gegebenen Verhältnisse in Bezug auf Brechung und Reflexion möglichst genau nachgeahmt. Blickt man von oben durch das Mikroskop auf dieses Präparat[1]) so sieht man eine absolut schwarze Fläche, die durchsäet ist von sehr hellen Punkten. Das Bild ist so frappant, dass man glauben muss, man habe das Objekt nicht von Pigment gereinigt. Legt man es aber um, so dass das Licht senkrecht auf die Axe der Kegel einfällt, so sieht man diese, wie die Cornea, glasig durchsichtig und vollkommen rein von Pigment. Es zeigt dieser Versuch also in der Tat, dass die in das Auge eindringenden Strahlen durch Brechung und Reflexion bis in die Spitzen der Krystallkegel geleitet werden, und dass sie aus dem ganzen optischen Systeme nur an dieser Stelle überhaupt herausdringen können, wenn man von geringen Mengen durch die Hornhaut wieder zurückkehrender Strahlen absieht. Von einem Netzhautbild im Sinne Gottsche's ist keine Rede.

Wenn nun auch zu hoffen ist, dass die Theorie von Gottsche für immer erledigt, und die von Joh. Müller wieder in ihre Rechte eingesetzt ist, so drängt sich eben dadurch eine neue Frage auf, nämlich, was kann es für eine Bedeutung haben, dass zwei für dasselbe äußere Agens ausgebildete Sinnesorgane so verschiedenen Bau zeigen wie das beim Wirbeltierauge und beim Facettenauge der Fall ist?

Ich habe auch hierüber eine Vermutung aufgestellt. Bei Gelegenheit von physiologischen Untersuchungen über das Sehen von Bewegungen, die sich natürlich auf das menschliche Auge bezogen, fiel mir auf, dass das Facettenauge für diesen speziellen Zweck bei weitem vorteilhafter konstruirt sei, als das Wirbeltierauge. Bei der großen Rolle, welche das Sehen von Bewegungen in der Tierwelt spielt (die Nachweise hiefür im Originale), ist es nun in der Tat nicht unwahrscheinlich, dass hierin der Schlüssel zum Verständniss des Insektenauges liegt. Es handelt sich nämlich um Folgendes: Ein als Beispiel gewählter heller Punkt von sehr geringer Grösse bewege sich vor dem Wirbeltierauge. Dieses wird die Bewegung bemerken, denn das Netzhautelement (ich nehme der Einfachheit wegen nur eines an) auf dem das Bild des hellen Punktes zuerst lag, verliert seine Erregung, dafür tritt das benachbarte in Erregung, dann wieder dessen Nachbar etc. Anders beim Facettenauge. Der Bau desselben ist ein solcher, dass das Licht des hellen Punktes in eine ganze Gruppe von Facetten eindringt, doch in verschiedener Quantität. Das Nervenelement jener Facette, in deren Axe der helle Punkt liegt, wird am stärksten erregt; die um diese Facette im Kreise liegenden Nachbarfacetten bekommen weniger Licht; der außen sich anschließende

1) Man muss natürlich den Planspiegel des Mikroskopes benützen, um die wahren Verhältnisse nachzuahmen.

Kreis von Facetten noch weniger u. s. w. Bewegt sich nun der helle Punkt, so ändert sich die Erregung in diesen sämmtlichen Facetten, indem sie in der einen Hälfte wächst und in der andern abnimmt. Es wird also eine solche Bewegung für das Facettenauge eine auffallendere Erscheinung sein als für das Wirbeltierauge. Was hier für einen Punkt gezeigt ist, gilt natürlich für jeden beliebigen sich bewegenden Gegenstand.

Meine Anschauug geht also dahin, dass das Facettenauge im Sehen von Bewegungen dem Wirbeltierauge voraus ist, ihm aber im Unterscheiden der Gegenstände, also in der Schärfe des Sehens, nachsteht.

Eine weitere Untersuchung über unsern Gegenstand rührt von Oskar Schmidt[1]) her. Dieser Forscher fand bei verschiedenen Krebsen und Insekten Krystallkegel, welche keineswegs Kegel im geometrischen Sinne sind, sondern vielmehr nach Art eines Horns gebogen waren. Es wurde dieses insbesondere genauer bei *Phronima* untersucht. Auch O. Schmidt wendet sich auf Grund dieser Erfahrungen gegen die Gottsche'sche Auffassung des Auges, und in der Tat, wie sollte durch Brechung ein Bild auf dem Grunde eines gebogenen Kegels zu Stande kommen?

Schmidt hält aber seine neuen Erfahrungen auch für unvereinbar mit der andern Theorie. Er sagt: „Jedoch auch das musivische Sehen ist bei *Phronima* ausgeschlossen, denn die Voraussetzung für das musivische Sehen, die Geradaxigkeit der lichtbrechenden Körper und die Absorption der seitlich einfallenden Strahlen, trifft hier nicht ein.“

Ich glaube, dass der interessante Fund O. Schmidt's eine Bestätigung, nicht eine Widerlegung der Theorie des musivischen Sehens enthält, denn nur mit dieser ist er vereinbar. Es ist nämlich die Geradaxigkeit der Kegel meines Erachtens keine Voraussetzung für das musivische Sehen und die Absorption von seitlich einfallenden Strahlen durch die Biegung der Kegel nicht aufgehoben.

Man denke sich einen geradaxigen Kegel, an dessen Spitze also, wie oben geschildert wurde, die Strahlen vereinigt werden, welche näherungsweise aus der Richtung a kommen. Wenn man nun dem Kegel die Spitze abschnitte und an die Schnittfläche einen gekrümmten durchsichtigen Stab ansetzte, so würden jetzt alle die Strahlen die sich früher an der Spitze des Kegels vereinigt haben, in den Stab eindringen und würden in diesem Stabe weiter geleitet werden, wie man Lichtsrahlen im Innern von gekrümmten Glasstäben weiterleiten kann. O. Schmidt hat selbst derartige Versuche angestellt. Es wird hiebei im Allgemeinen etwas Licht verloren gehen. Dieser Krystallkegel mit dem Stabe verhält sich jetzt ganz ähnlich den gekrümmten Krystallkegeln von *Phronima*. Denken wir uns, derselbe bringe das aus der Richtung a erhaltene Licht an die Netzhautstelle a_1 und fassen

1) Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXX, Supplem.

den benachbarten Krystallkegel b ins Auge. Derselbe mag mit seinem Anfangsstück sowie mit seiner Hornhautfacette so gestellt sein, dass er nach den für die geraden Kegel geltenden Regeln Licht aus der Richtung b aufnimmt, die benachbart sei der Richtung a, so wird er dieses Licht, es mag auf was immer für Umwegen geschehen, weiter führen, und wenn sein Ende nun neben a_1 liegt, so wird er sein Licht neben diesem auf der Netzhautstelle b_1 deponiren. So werden die einzelnen Richtungen des Raumes in gleicher Ordnung auf der Netzhaut vertreten sein. Es ist also zum Zustandekommen eines musivischen Bildes nur nötig, dass jeder Krystallkegel hauptsächlich dem Lichte einer bestimmten Richtung dient und dass die Enden derselben entsprechend dieser Richtung, in Ordnung gestellt sind. Diese beiden Bedingungen sind nach den Abbildungen, die O. Schmidt giebt, in vollem Maße erfüllt. Welche Umwege das Licht im Krystallkegel macht, ist von untergeordneter Bedeutung, ja selbst die Anordnung ihrer dem Licht zugewendeten Enden ist gänzlich gleichgiltig, nur die Richtung der Axen dieser Enden ist maßgebend. Würde man ein Insektenauge, das lange fadenförmig auslaufende Krystallkegel hat, an der Netzhaut fassen können, und die einzelnen Krystallkegel jeden mit seiner Hornhautfacette so in Unordnung bringen, wie man die Fäden einer Quaste in Unordnung bringen kann, so würde man trotz aller Krümmungen und trotz der Umlagerung der freien Enden noch ein musivisches Bild erhalten, wenn der Anfang des Kegels sammt seiner Hornhautfacette nachher dieselbe Richtung im Raume hätte, wie vorher.

Was die Absorption von seitlich einfallenden Lichtstrahlen im umliegenden Pigment anlangt, so kann die Krümmung des Krystallkegels zwar bewirken, dass mancher Strahl nicht absorbirt wird, der andern Falls absorbirt worden wäre, und umgekehrt, es wird dadurch das Bild etwas an Vollkommenheit verlieren, aber weshalb es zerstört werden sollte, ist nicht einzusehen.

Im vorigen Jahre erschien eine Monographie über die Gesichtswahrnehmungen, welche durch das Facettenauge vermittelt werden, von Notthaft[1]). Dieselbe beschäftigt sich mit der Frage nach der Schärfe des Sehens, welche von verschiedenen Insektenaugen ihrem anatomischen Bau nach vorausgesetzt werden kann. Da nämlich zwei benachbarte Facetten mit ihren Axen bei verschiedenen Tieren verschiedene Winkel einschließen, so ist zu erwarten, dass diesem Umstand eine ungleiche Sehschärfe entspricht, und dass natürlich die Sehschärfe um so grösser ist, je kleiner jene Winkel sind. Weiter aber glaube ich, kann man in seinem Schlusse nicht gehen, insbesondere deshalb, weil wir nicht wissen, in wie vielen der einzelnen Facet-

1) Ueber die Gesichtswahrnehmungen vermittels des Facettenauges. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. XII. Bd. Frankfurt a. M. bei Chr. Winter.

ten durch Licht, welches von einem Punkte ausgeht, überhaupt eine Empfindung hervorgerufen wird. Notthaft giebt, freilich unter Reserve, Abbildungen, welche die Schärfe des Netzhautbildes eines gegebenen Gegenstandes veranschaulichen sollen. Dieselben sind aber unter der Voraussetzung konstruirt, dass Strahlen eines Punktes nur ein Netzhautelement des Facettenauges erregen, eine Voraussetzung, die vorläufig in der Luft schwebt.

Von vielem interessanten Detail, welche diese Abhandlung bringt, will ich hier absehen, und gleich zu dem Kernpunkt derselben übergehen. Er betrifft die physiologische Bedeutung des Facettenauges. Sie wird darin gefunden, dass das Tier mit Hülfe dieses Auges die Entfernung von Gegenständen in unmittelbarerer Weise abzuschätzen vermag, als dies durch das Wirbelthierauge möglich ist.

Es soll nämlich das Bild eines Gegenstandes an Helligkeit abnehmen, wenn sich der Gegenstand entfernt, und zwar soll die Helligkeit umgekehrt proportional dem Quadrate der Entfernung sein. Der Satz wird für den Fall einer bestimmten Voraussetzung ausgesprochen. Diese lautet: „Es fällt auf jede Retinula ein cylindrisches Lichtbüschel oder eine Lichtlinie genau in der Richtung der optischen Axe des Augenelements. Die einzelnen dieses Büschel zusammensetzenden Lichtstrahlen halten im strengen Sinne die gleiche Richtung ein. Das Stück des Gegenstandes, von welchem dieselben ausgehen, und welches ein einzelnes Elementarsehfeld erfüllt, ist somit für alle noch so verschiedenen Entfernungen durchaus gleich gross; es ist nämlich genau gleich dem Querschnitte des hintern zugespitzten nicht pigmentirten Endes des Krystallkegels oder gleich demjenigen der Retinula".

So wertvoll auch ein solcher neuer Gesichtspunkt für das Verständniss des Facettenauges erschiene, so kann ich doch nicht umhin, gegen denselben Einsprache zu erheben. Ich halte nämlich die Voraussetzung, die ich wörtlich angeführt habe, für durchaus ungerechtfertigt. Erstens nämlich ist es unrichtig, dass unter den vorausgesetzten Umständen die Intensität der eine Retinula treffenden Beleuchtung mit dem Quadrate der Entfernung abnimmt. Sie bleibt vielmehr für alle Entfernungen gleich gross. Es leuchtet dies sogleich ein, wenn man auf die Basis jener Vorstellungsweise zurückgeht, nach welcher sich das Licht nach allen Richtungen in geradlinigen Strahlen ausbreitet. Dieser Vorstellungsweise liegt nämlich der Gedanke zu Grunde, dass der einzelne Strahl in seinem ganzen Verlaufe die gleiche Intensität behält; die Abschwächung der Beleuchtung nach dem Quadrate der Entfernung ist dann einzig und allein durch die Divergenz der Strahlen bedingt. Nach der Voraussetzung Notthaft's gelangt auf jeden Punkt der Retinula nur ein einziger Strahl, dieser behält also dieselbe Intensität, wie weit immer das Objekt sein möge, von dem er kommt, und da die Anzahl der Strahlen, welche die Retinula treffen, auch constant ist, so ist die ganze Beleuchtung derselben

durch die präponirten parallelen Strahlen von der Entfernung unabhängig; gerade so wie die innerhalb endlicher Grenzen schwankenden Entfernungen eines beleuchteten Körpers von seiner unendlich entfernten Lichtquelle keinen Einfluss auf die Helligkeit seiner Beleuchtung haben. (Ein Körper der von der Sonne beschienen wird — diese als in unendlicher Entfernung befindlich vorausgesetzt — ist ceteris paribus gleich hell, ob ich ihn auf den Tisch oder auf den Boden lege.)

Zweitens aber muss die Voraussetzung Notthaft's auch abgesehen von dem erwähnten Irrtume als ungerechtfertigt bezeichnet werden.

Es ist nämlich ein optischer Apparat, der dafür sorgte, dass auf die Retinula (deren dem Lichte zugekehrte Fläche doch eine endliche Ausdehnung hat) nur Licht auffällt, welches mit der optischen Axe „im strengen Sinne gleiche Richtung hat", undenkbar. Notthaft dürfte diese Schwierigkeit übersehen haben und ist dadurch zu seiner Theorie verleitet worden. Uebrigens stösst er dieselbe, wie es scheint, ohne sich darüber ganz klar zu werden, selbst wieder um, da wo er nach Erläuterung derselben von dem mutmaßlichen Zwecke der sphärischen Krümmungen der Hornhautfacetten spricht und bei andern Gelegenheiten. Er demonstrirt nämlich selbst, wie sowol convergirende als divergirende Strahlen auf die Retinula gelangen können. Sobald aber irgend ein Strahl, der nicht absolut parallel der Axe des Augenelements verläuft, überhaupt zur Lichtempfindung in demselben Veranlassung geben kann, so fällt die ganze Theorie. Auch die Auseinandersetzung, welche unser Autor von der lichtsondernden Wirkung der Hornhautfacetten giebt, ist unzulänglich, denn er übersieht in dem von ihm angeführten Beispiele [1]), dass wenn die Hornhautfacette so wirkt, dass sie einen parallel der Axe einfallenden Strahl an die rechte, einen andern an die linke Wand des Krystallkegels wirft [2]), notwendig ein schief gegen die Axe einfallender Strahl existiren muss, der bis an die Spitze des Krystallkegels gelangt.

Ich glaube demnach, dass die Theorie des musivischen Sehens fester steht als je, und dass sich kein anderer Anhaltspunkt zum Verständniss der beiden divergirenden Typen von Augen ergibt, als der oben erwähnte von der Bevorzugung des Facettenauges beim Sehen von Bewegungen. Notthaft hat hervorgehoben, dass das Insekt, wenn es sich selbst bewegt, wenn es z. B. fliegt, trotz der vorausgesetzten Feinheit der Bewegungsempfindungen schlecht im Raume sich zurechtfinden dürfte. Ich glaube, man kann sich hier auf die Vögel berufen, die während des Fluges, also während alle Gegenstände mit

1) Taf. II. b, Fig. 4.

2) Da ich mich ohne Abbildungen behelfen muß, erlaube ich mir der Darstellung wegen diese etwas rohe Schilderung des Strahlenverlaufs, hoffend, dass der Leser mich verstehen wird.

grösserer oder geringerer Schnelligkeit an ihnen vorbeizuwandern scheinen, doch eine ganz vortreffliche Orientirung haben. Ueberhaupt ist die eigene Bewegung ein ausgezeichnetes Hilfsmittel zur Abschätzung der Entfernungen von Gegenständen. In letzterer Beziehung mag noch erwähnt sein, dass die Insekten wenigstens insofern den Wirbeltieren in der Abschätzung von Distanzen voraus sind, als sie einen weit größern Teil des Raumes gleichzeitig mit beiden Augen sehen als diese. Das binoculare Sehen aber ist der wesentlichste Behelf der Tiefenwahrnehmung.

Sigm. Exner (Wien).

Ueber mechanische, thermische und chemische Nervenreizung.

Fast die Gesammtheit der bisherigen Erfahrungen über künstliche Erregung irritabler Gebilde, insbesondere der Muskeln und Nerven wurde bei Anwendung der Elektricität als Reizmittel gewonnen.

Obschon nun einerseits zugegeben werden muss, dass die Vorteile dieser Methode außerordentlich groß sind, indem außer der Elektricität kaum ein anderes uns zu Gebote stehendes Reizmittel eine genügend feine und messbare Abstufung der Intensität zulässt und zugleich so geringe und flüchtige Nachwirkungen zur Folge hat, so macht sich doch andrerseits in vielen Fällen das Bedürfniss geltend, die auf dem einen Wege gewonnenen Ergebnisse durch Anwendung andersartiger Reizmittel zum mindesten zu controliren, ja gewisse Fragen der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie lassen überhaupt eine wahre Entscheidung nur unter Ausschluss der elektrischen Reizmethode zu. Leider ist jedoch die Methodik der chemischen, thermischen und mechanischen Reizung, über welche die Physiologie derzeit verfügt, eine immer noch sehr unvollkommene und erst in jüngster Zeit wurde von Tigerstedt (Studien über mechan. Nervenreizung. Acta Soc. scient. Fennicae, Tom. XI, Helsingfors 1880) und Hällstén (Arch. f. Anat. und Physiol. 1881) der Versuch gemacht, die mechanische Nervenreizung für exakte Untersuchungen verwertbar zu gestalten.

Demgemäß sind auch die allgemeinen Resultate, zu denen die Anwendung der genannten drei Reizmethoden bisher geführt hat und über welche im Folgenden berichtet werden soll, verhältnissmäßig gering im Vergleich zu den mittels der elektrischen Reizung gewonnenen Ergebnissen.

Was zunächst die mechanische Reizung anlangt, so ist es eine seit alter Zeit bekannte Tatsache, dass ein Nerv durch die verschiedenartigsten hieher gehörigen Eingriffe (Durchschneiden, rasch zunehmenden Druck, Zerquetschen etc.) in den Zustand mehr oder

weniger intensiver Erregung versetzt werden kann. Aber erst Heidenhain (Physiolog. Studien, 1856 und Moleschott's Unters. IV. 1858) lieferte den für die Verwertbarkeit der mechanischen Reizung in der Experimentalphysiologie wichtigen Nachweis, dass es gelingt einen Nerven mechanisch zu reizen ohne ihn am Orte der Einwirkung sofort zu zerstören. Er construirte nach dem Princip des Neff'schen Hammers einen Apparat (den „mechanischen Tetanomotor"), der es gestattet eine und dieselbe Nervenstelle durch rasch aufeinanderfolgende Stöße in Erregung zu versetzen. Du Bois-Reymond (Untersuchungen über tier. Elektr. II, 1. 1849), welcher schon früher die negative Schwankung des Nervenstroms bei Zermalmung eines Nerven mittels eines Zahnrades beobachtet hatte, fand diese Tatsache bei Anwendung des Heidenhain'schen Tetanomotors bestätigt.

Allein weder dieser noch auch ein zweiter, nach einem andern Princip von Heidenhain construirter Apparat zum mechanischen Tetanisiren entsprach vollkommen allen Anforderungen und so ist es begreiflich, dass z. B. Bernstein bei seinen Untersuchungen über die Ermüdung und Erholung der Nerven (Pflüger's Arch.) wieder zu der primitiven Methode seine Zuflucht nahm, einen mechanischen Tetanus durch Klopfen der Nerven mittels eines Messerrückens hervorzurufen. Wundt (Unters. zur Mechanik d. Nerven und Nervencentren I. 1871) machte zuerst den Versuch auch die Wirkungen mechanischer Einzelreize (Stöße eines elektromagnetischen Fallhammers) zu untersuchen und zwar nach einer Methode, welche in jüngster Zeit von Tigerstedt (l. c.) weiter ausgebildet wurde. Der Apparat dieses letztern Forschers besteht im wesentlichen aus einem Elektromagneten, an dem verschieden schwere und passend geformte Anker angebracht werden, die je nach der Stellung des ersteren aus verschiedener Höhe auf die zu reizende Nervenstelle herabfallen. Die Stärke des Reizes wird bei Anwendung des Tigerstedt'schen Apparats ausgedrückt durch das Produkt der Schwere und der Fallhöhe des Gewichts. Hällstén benützt zur mechanischen Nervenreizung zwei Marey'sche durch einen Schlauch miteinander verbundene Lufttrommeln. Wird durch ein aus verschiedener Höhe auf die Membran des einen Tambours herabfallendes Gewicht Luft verdrängt, wobei die Fallhöhe als relatives Maß für den Stoß gelten kann, so werden dadurch Schwingungen des am andern Tambour befindlichen Hebels erzeugt, die ihrerseits den passend gelagerten Nerven mechanisch reizen.

Die beiden letzgenannten Forscher fanden entgegen den frühern Angaben von Wundt übereinstimmend, dass der Nerv eine genügende Widerstandskraft besitzt, um die Anwendung mechanischer Einzelreize bei allen Untersuchungen zu gestatten, wo bisher ausschließlich die Elektricität als Reizmittel diente.

Beide untersuchten mit Hülfe der mechanischen Reizmethode die

vielfach ventilirte Frage, ob die Erregbarkeit möglichst unversehrter Nerven an allen Stellen ihres Verlaufs gleich groß ist. Während aber T., wie vordem schon Fleischl (Wiener akadem. Sitzungsber. LXXII. 1876) bei Anwendung chemischer Reizmittel (concentr. Kochsalzlösung) merkliche Unterschiede nicht aufzufinden vermochte, fand Hällstén, dass unabhängig von der auch bei mechanischer Reizung leicht nachweisbaren Erhöhung der Erregbarkeit in der Nähe eines Querschnittes auch im Verlaufe des *N. ischiadicus* vom Frosche Stellen verschiedener Erregbarkeit vorhanden sind, indem dieselbe im Allgemeinen nach dem Centrum hin zunimmt und unterhalb des Plexus am größten, etwas unterhalb der Stelle dagegen, wo der Zweig für die Oberschenkelmuskeln abgeht, am kleinsten gefunden wird. A priori ist eine Differenz der Erregbarkeit verschiedener Stellen eines ganz unversehrten Nerven ziemlich unwahrscheinlich und es muss weitern Untersuchungen vorbehalten bleiben, nachzuweisen, inwieweit elektrische Spannungsdifferenzen verschiedener Punkte des Nerven als ursächliches Moment hierbei in Betracht kommen (Grützner, Breslauer ärztliche Zeitschrift 1881 Nr. 11). Wenn eine Nervenstelle sich im Zustand schwacher, zur Auslösung einer Muskelkontraktion ungenügender Erregung befindet, so wirkt ein neu hinzukommender gleichartiger oder verschiedener Reiz in verstärktem Maße erregend, indem eine Summation der beiden dieselbe Stelle treffenden, untermaximalen Reize erfolgt.

Da nun der Erregungszustand irritabler Gebilde auch bei kurzdauernder Einwirkung irgend eines Reizes nicht sofort mit dem Aufhören desselben verschwindet, sondern eine gewisse Zeit (latent) nachwirkt, so kann unter Umständen eine Summirung genügend rasch aufeinanderfolgender untermaximaler Reize eintreten.

Die mehrfach beobachtete Tatsache, dass die Wirkung eines Induktionsschlages bei rascher Wiederholung zunimmt (Wundt) dürfte hierauf beruhen. Viel langsamer als die elektrische Erregung durch kurzdauernde Ströme scheint die mechanische Erregung des Nerven abzuklingen. Es spricht dafür sowol die von Wundt (l. c. p. 198) beobachtete Tatsache, dass die Anspruchsfähigkeit einer Nervenstelle für elektrische Reize zunimmt, wenn dieselbe vorher schwachen mechanischen Reizen ausgesetzt wurde, als auch der Umstand, dass Tigerstedt häufig anfängliche Zunahme der Zuckungshöhen sah, wenn eine und dieselbe Nervenstrecke in kurzen Pausen (4—5mal p. Minute) mechanisch (untermaximal) gereizt wurde. Wenn man mit Luchsinger (Pflüger's Arch. XXV) die Spannung als einen dauernden Reiz irritabler Gewebe betrachtet, so dürfte vielleicht auch die mehrfach beobachtete Steigerung der Anspruchsfähigkeit eines Nerven durch nicht zu starke Dehnung oder gelinden Druck, welche Tigerstedt auch mittels mechanischer Reizung nachweisen konnte und mit Elasticitätsveränderungen des Nerven in Zusammenhang bringt, in

gleicher Weise aufzufassen sein. Nach Hermann (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861) nimmt bei elektrischer Reizung des Nerven die Größe der Muskelzuckung mit zunehmender Reizstärke anfangs schnell und dann immer langsamer zu, während Fick (Sitzungsber. d. Wiener Akademie 1862—1863) die Hubhöhen innerhalb gewisser Grenzen der Reizgröße proportional fand.

(Schluss folgt.)

L. Stieda, Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, Gl. thyreoidea und Gl. carotica.

gr. 4. 38 S. II. Taf. Leipzig 1881. Engelmann.

A. Wölfler, Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse mit Rücksicht auf die Entwicklung der Kröpfe.

Klein fol. 59 S. VII. Taf. 4 Holzschn. Berlin 1880. Reimer.

Die *Glandula thymus* und *thyreoidea*, schon lange in physiologischer und histologischer Hinsicht rätselhafte Bildungen, sind neuerdings vom ontogenetischen Standpunkt aus untersucht worden. Zwei größere Arbeiten von Wölfler und Stieda behandeln diesen Gegenstand und sind wol geeignet, in kurzer Uebersicht zusammengestellt zu werden.

Die *Gl. thymus* und *thyreoidea* sollen sich nach Arnold (Kurze Angaben einiger anatomischer Beobachtungen in der med.-chirurgischen Zeitung, 1831, Bd. II) aus einem Blastem, und zwar als hohle Wucherungen am Anfange der noch häutigen Luftröhre bilden. Später schnüren sie sich ab, und in der neunten Woche wird die *Thymus* als kleines paariges und körniges Drüsenkörperchen vor der Luftröhre in der Mitte des Halses sichtbar. Bischoff (Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1842) glaubt wol einen Zusammenhang des Blastems von *Thymus* und *Thyreoidea* gesehen zu haben, nicht aber einen solchen der Drüsen mit Luftröhre und Kehlkopf. Kölliker (Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1879) schildert die *Thymus* als ein epitheliales Organ, und es erinnert ihn ihr Bau, wenn sie schon gelappt ist und mit ihrem untern Teil in der Brusthöhle liegt, an den einer Kiemenspalte eines jüngern Embryo. So erklärt er die *Thymus*-Anlage des Kaninchens für eine in einen Schlauch umgewandelte Kiemenspalte. Welche von den hintern Kiemenspalten aber dazu umgewandelt wird, lässt er unbeantwortet. Später verliert nach K. der Bau des Organs seinen epithelialen Charakter und nimmt den der *Thymus*-Substanz an, während von Außen Gefäße und Bindesubstanz in die dicken Wandungen des Organs eindringen.

Bezüglich der Entstehung der *Gl. thyreoidea* weichen schon gleich

im Anfang die Ansichten der Forscher insofern aus einander, als die einen das Organ paarig entstehen lassen, die andern nicht. Eine paarige Anlage verfechten: Joh. Fr. Meckel (Abhandlungen aus der menschlichen Anatomie. Halle 1806; und Handbuch der menschlichen Anatomie Bd. IV. Halle 1820), Huschke (Ueber die Umbildung des Darmkanals und der Kiemen der Froschquappen. Wien 1826), Rathke (Ueber die Entwicklung der Atemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugetieren, in d. Nova Acta phys. med. Acad. C. L. C. Tom. XIV. Bonn 1828), Friedr. Arnold (Med. chir. Zeitung, 1831, IV. Bd.), Bischoff.

Die Aussagen dieser Beobachter variiren aber wieder in der Angabe des Ursprungs, und zwar lässt Huschke die *Thyreoidea* aus den vordersten Kiemenbögen, Rathke und Arnold aus der Luftröhre, Bischoff aus einer Bildungsmasse zu beiden Seiten des Kehlkopfs entstehen.

Gegner einer paarigen Anlage sind: Remak (Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855), A. Götte (Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1847), W. Müller (Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift, VI. Bd., 1871), Kölliker und His (Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880). Von diesen bezeichnen die drei ersten die Anlage als blasigen Auswuchs an der Vorderwand des Nahrungsrohrs, Kölliker als Ausbuchtung der vordern Schlundwand an der Teilungsstelle des vordersten Aortenbogens, His als epitheliales Hohlgebilde vor der unpaaren Lungenanlage und noch im Gebiete des zweiten Schlundbogens.

Ueber die *Gl. carotica* existirte bisher nur eine Veröffentlichung von Luschka (Reichert's Archiv 1862), der auf eine Beziehung der Drüse zur *Gl. thyreoidea* hinweist und angibt, dass sie wahrscheinlich aus dem Darmdrüsenblatt entstehe. Stieda untersuchte insbesondere Schaf- und Schwein-Embryonen, daneben auch solche von Pferd, Hund, Katze und Maus.

Die Kölliker'sche Angabe, dass die embryonale *Thymus* ein epitheliales Gebilde sei, fand St. bei Querschnitten an Schafembryonen von 22 Mm. Länge bestätigt: er sah bei Querschnitten durch die Halsregion ein schlauchförmiges Gebilde, das bei gleichen Schnitten in der Thoraxgegend den Eindruck eines gelappten Körpers machte. In diesen Gebilden fanden sich bald größere, bald geringere Anhäufungen epithelialer Zellen, die in den tiefern Schichten cylindrisch, in den höhern polyedrisch und rundlich mit deutlichen Kernen waren. Um zu ergründen, woher diese Anlage stamme, fertigte St. Schrägschnitte an, die von hinten oben, nach vorn unten verliefen. So erhielt er bei 18 Mm. langen Schweinsembryonen Bilder, welche ihm den Zusammenhang mit der Pharynxgegend deutlich zeigten, während er bei Querschnitten, die senkrecht zur Längsaxe des Embryo ge-

führt wurden, keinen Zusammenhang der strangförmigen Gebilde sah, sondern immer nur getrennte Abschnitte derselben. St. beschreibt von dem gekrümmten Pharynx einen epithelialen Kanal zur äußern Hautoberfläche als Rest einer Kiemenspalte. Da, wo dieser Kanal seinen Ursprung nimmt, verdickt er sich zu einem dreieckigen Körper, der gleichfalls als ein strangförmiges, nach hinten verlaufendes Gebilde sich erweist: die embryonale *Thymus*. Weitere epitheliale Stränge fand St. auf mehr nach hinten zu geführten Schnitten, wo Larynx und Pharynx nicht mehr mit einander communiciren. Auch sie gehen von dem nach unten gekrümmten Ende des Pharynx aus, sind kolbenförmig und zeigen als Fortsetzung des Rachenspaltes ein feines Lumen. Dies ist die embryonale Anlage der Schilddrüse. Alle drei Stränge besitzen ein dem Rachenspalt gleiches oder ähnliches Epithel.

Die Entwicklung geht bei der *Thyreoidea* schneller vor sich, als bei der *Thymus*: Jene umfasst bei 22 Mm. langen Embryonen die Trachea als halbmondförmiges Gebilde, dessen seitliche Teile in der Mitte aneinander gelagert sind. Sie erscheint als traubenförmige Drüse, in welcher ein kreisrundes Lumen und spärliche Blutgefäße sichtbar sind. Die *Thymus* bildet zu dieser Zeit einen vielfach gebogenen Zellenstrang, der in der Nähe der großen Gefäße sich verästelt. Bei 36 Mm. langen Embryonen ist die *Gl. thyreoidea* von Gefäßen vollständig durchwachsen, und der dreieckige Körper, also ihr Ursprung, hat sich vom Rachenepithel gelöst. Die *Thymus* reicht vom Kehlkopf bis in die Brusthöhle, wo beide Hälften nahe bei einander liegen. Oben liegt ihr zur Seite ein rundlicher Körper, der aus dem dreieckigen entstanden ist, und die *Gl. carotica* darstellt. Bei Schafembryonen (11—12 Mm. Länge) entstehen *Gl. thymus* und *thyreoidea* zusammen als blasiger Epithelanhang vor dem Ende der Rachenspalte, während nach hinten gegenüber der Anlage dieser beiden Drüsen die *Gl. carotica* sich zeigt. Alle drei Gebilde communiciren mit dem Rachenspalt durch einen Kanal, der später obliterirt. Die *Gl. carotica* entwickelt sich gleichfalls zu einem Netz von Zellsträngen, das von Blutgefäßen durchzogen ist. Bei 35 Mm. langen Embryonen ist das Bindegewebe der *Thymus* stark entwickelt, ebenso auch die Blutgefäße, sie zeigt adenoides Gewebe: „ein von Blutgefäßen durchzogenes faseriges Gerüst oder Zellennetz, in dessen Maschen Zellen und Kerne liegen". In dem Bindegewebe lagern einzeln oder in Gruppen Epithelzellen, und dies sind die letzten epithelialen Elemente, welche St. in der Entwicklung des Organs mit Sicherheit hat verfolgen können. Bei 100 Mm. langen Embryonen und noch ältern fand St. schließlich die Hassal'schen oder concentrischen Körperchen (Kölliker, Ecker), welche er für modificirte Abkömmlinge der epithelialen Embryonalanlage erklärt.

Die embryonale *Gl. thymus* ist somit ein paarig angelegtes epitheliales Gebilde, das folgendermaßen entsteht: Vom Epithel der letz-

ten oder vorletzten Kiemenspalte findet eine Ausstülpung centralwärts statt, die beim Schwein solid, beim Schaf hohl ist; die Wucherung bildet schließlich einen von Epithel ausgekleideten und von Bindegewebe umgebenen Strang, der sich leicht windend centralwärts und nach hinten in den Thoraxraum hineinzieht. Beide Stränge streben nach der Medianebene zu, legen sich hier aneinander und entwickeln sich schon früh zu bedeutender Stärke. Die Abschnürung des Halsteils findet mehr oder weniger früh statt. Die weitere Entwicklung des Organs, das in seinem ausgebildeten Zustande bindegewebiger Natur mit lymphoiden Zellen und gefäßhaltig ist, erklärt nun Kölliker so, dass er aus den epithelialen Zellen die eigentlichen *Thymus*-Zellen entstehen lässt, während St. die Abstammung der lymphoiden Zellen aus der umgebenden Bindesubstanz ableitet und die concentrischen Körperchen für die letzten Reste der ursprünglichen Epithelanlage ansieht.

Die *Gl. thyreoidea* bildet sich gleichfalls aus dem Epithel der letzten oder vorletzten Kiemenspalte und wiederum paarig (also entgegen den Angaben von Kölliker, His u. a.), und die Weiterentwicklung geht so vor sich, wie sie Kölliker beschreibt: Abgesehen von der Anlage, welche hohl ist, entwickelt sich das Organ aus soliden epithelialen Strängen, die sich stark verästeln. Später tritt hie und da am Ende eines Stranges ein Lumen auf, und der Drüsenstrang schnürt sich ab, nachdem eine reichliche Gefäßentwicklung zwischen den Strängen stattgefunden hat.

Von den zwei Ansichten über die *Gl. carotica*, dass sie eine Drüse sei (Luschka) oder ein Gefäßknäuel (Arnold) neigt sich St. der erstern zu.

Wölfler wurde durch das Studium des *Struma*-Gewebes gleichfalls veranlasst, die embryonale Entwicklung der Schilddrüse genauer zu untersuchen. Er fertigte zu diesem Zwecke von Schweins-, Kaninchen-, Hunde- und Kalbs-Embryonen Sagittalschnitte an (auch menschliche Embryonen, sowie die von Katzen, Tauben, Eidechsen und Schildkröten wurden in Betracht gezogen), die ihn zu folgenden Resultaten führten: Die erste Schilddrüsenanlage ist bilateral und zeigt sich als zwei, die Schlundwand umgebende Epithelblasen, welche dem centralen Ende der ersten Kiemenspalte angehören, oder auf die Schlundwand bezogen, sowol aus dem Epithel der vordern als auch der seitlichen Schlundwand hervorgehen. Schon früh beginnt das Epithel dieser Anlage zu wuchern und bildet bei 4—6 Ctm. langen Kalbsembryonen einen Körper von soliden, eng zusammengedrängten Epithelmassen, welche an der der *Carotis* zugewandten Fläche ihren Anfang nimmt und bei welcher W. vier Phasen unterscheidet:

1) Bildung cavernöser Bluträume, welche eine Zerklüftung des primären Drüsengewebs mit sich bringt.

2) Umwandlung der Bluträume in mehrere vom Centrum der

Drüse ausgehende und gegen die Peripherie ziehende starke Gefäßstämme und in viele aber wenig verzweigte meist unter einander parallel laufende Gefäßästchen. In diesem Stadium finden sich langgestreckte sekundäre Drüsenformationen.

3) Entwicklung weitmaschiger Gefäßnetze mit gleichzeitiger Bildung von Epithelkugeln.

4) Umwandlung der Gefäßnetze in engmaschige Kapillarnetze, welche die gleichfalls neugebildeten Epithelblasen umspinnen. Diese Vascularisationsstadien sind nach W. am besten beim Hunde zu beobachten, die Entwicklung der Drüsenformation dagegen beim Kalbe.

Die normalen Elemente der *Gl. thyreoida* entwickeln sich nun in folgender Weise: Vor dem dritten Stadium der Gefäßentwicklung ist das Epithel zu Kugeln angehäuft, und schon jetzt zeigen sich die ersten Anlagen der spätern Drüsenblasen; es findet eine endogene Zellbildung statt mit gleichzeitiger Proliferation zellenartiger Protoplasmakörper in der Umgebung der Zellen. Im nächst höhern Stadium sieht man zu einem centralen Lumen radiär gestellte, mit Kern versehene Cylinderzellen, die eng aneinander liegen, und nach W's. Ansicht nur aus epithelialen Elementen, nicht auch aus den Bindegewebs- oder lymphoiden Zellen entstehen. Die normale, vollendete Schilddrüse besteht sonach aus kugligen oder langgestreckten Drüsenblasen, welche von einem Kapillarnetze und von einer bindegewebigen Hülle umgeben sind. Zwei bis drei solcher Blasen, die immer von einander gesondert sind, bilden ein von einem gemeinsamen Gefäßstamm versorgtes Läppchen. Im Bau gleicht die *Gl. thyr.* im Allgemeinen den secernirenden Drüsen, und sie ist nach ihrer Vollendung zu den acinoesen zu rechnen.

Unter Nebenschilddrüsen begreift W. alle jene drüsigen Gebilde, welche aus Drüsenkeimen der Schilddrüsenanlage entstehen, und welche seitlich von den großen Halsgefäßen gefunden werden: nach oben bis zum obern Rand des Zungenbeins und der Linie, welche von seinen Hörnern bis zum Eintritt der *Carotis* in die Schädelbasis gezogen wird, nach Unten bis zum Aortenbogen. Nach der Lage dieser von der ursprünglichen Anlage sich abzweigenden Drüsen zur *Gl. thyreoida* unterscheidet W. Drüsenkeime am centralen Ende, aus der die *Gl. hyoidea* und *aortica* entstehen, und Drüsenkeime am lateralen Teile der Keimanlage, die dann bis zur Schädelbasis und Carotis reichen. Weitere Epithelreste können bei dem Nachabwärtsgehen der *Gl. thyreoidea* zurückbleiben, wodurch dann wiederum neue Bildungsstätten für Nebenschilddrüsen geschaffen werden.

M. Gottschau (Würzburg).

Einsendungen für das „Biologische Centralblatt“ bittet man an die **„Redaction, Erlangen, physiologisches Institut“** zu richten.

Verlag von Eduard Besold in Erlangen. — Druck von Junge & Sohn in Erlangen.